

Ferskvannsplanter: Rike på natrium (Na), og viktige for saltbalansen hos store beitedyr

Anders Often & Hans Staaland

Ferskvannsplanter: Rike på natrium (Na), og viktige for saltbalansen hos store beitedyr. Blyttia 56:120-125.

Aquatic macrophytes: Rich in sodium (Na), and important to the salt balance of large herbivores.

Whereas both sodium (Na) and potassium (K) are essential elements to animals, plants are considered to depend on K only. Both groups have evolved elaborate mechanisms to discriminate between Na and K uptake. Yet analyses from Norway (Tab. 1. and Tab. 2) of dry weight content of Na in water plants and land plants show very different values. Mean value of Na content (mmol Na per kg dry weight) in aquatic macrophytes (as defined by Rørslett 1991) is 193.3 (n=44). For other species of vascular plants from moist habitats the value is 74.6 (n=46), while for all groups of plants, from mesic to xeric habitats, it is 16.7 (n=346).

In old Norwegian literature there is some scattered information on the use of water plants as fodder. There are folk names for *Menyanthes trifoliata* referring to the salty taste of the plant. An old clerical note from 1594 states that according to local farmers *Ranunculus peltatus* was a popular fodder, and «as salty as seaweed».

Large herbivores living on a salt poor diet have a set of physical mechanisms to economise Na utilisation, and to reduce Na excretion. Yet salt deficiency is quite common. In periods of growth or milk production, physical salt stress can be extreme. In such situations, water plants rich in Na are valuable fodder. There are several references to seasonal, selective foraging on water plants by moose. Whether this has any structuring effect on the limnic vegetation is uncertain. Physiologically the high content of Na found in water plants is best explained as an effect of a decrease in the discrimination of K^+/Na^+ uptake by the roots in an O_2 poor medium, i.e. in water, or in the soil at the bottom of ponds and lakes.

Anders Often & Hans Staaland, Norges landbrukshøgskole, Institutt for biologi og naturforvaltning, Postboks 5014, N-1432 As

Innledning

«The Hunger for Salt» heter et praktverk av Derek Denton (1982). Det forteller om natriumets (Na) viktige fysiologiske funksjon hos dyr, og om hvordan salthunger kan styre beitedyrs adferd, innbefattet oss selv i tidligere tider da saltmangel kunne være et problem - og salthunger har til og med vært foreslått som en fysiologisk forklaring på kannibalisme.

Hva betyr så Na for planten? Det finnes undersøkelser som viser at Na er essensielt for fotosyntesen hos noen plantearter (Brownell & Crossland 1972, 1974), og at halofytter er mest vitale i saltholdig miljø (Köhl 1997). Det vanlige er derimot at natrium ikke regnes for et plantenæringsstoff, og at planter hemmes av for høy Na-konsentrasjon. Det gjennomsnittlige innholdet av Na og kalium (K) [et svært viktig plantenæringsstoff] i jordskorpa er ganske likt, henholdsvis ca 2,8 og 2,6% (Marschner 1995).

Plantene har utviklet effektive mekanismer for å skille mellom opptak av disse to stoffene, men det er likevel relativt få plantearter (bortsett fra alger) som tolererer svært saltrike habitat som sjøvann, havstrand og saltstepper. I jordbruket er saltanrikning et stort problem. Omtrent 25 % av jordas åkerareal er for saltholdig for optimal plantevekst (Vose 1983, Nabor 1985).

Nå har det imidlertid vist seg at planter i saltfattige strøk likevel har store forskjeller i innhold av Na. Hutchinson (1975) refererer studier tilbake til 1917 som påviste særlig høye Na-konsentrasjoner i enkelte vannplanter. Hans Staaland har i mange år arbeidet med zoofysiologi og beitevaner hos rein (se f. eks. Staaland 1992). I den forbindelse er det analysert mineralinnhold, deriblant Na, i en rekke beiteplanter. Vannplanter, som i noen grad er undersøkt, har vist seg å ha svært avvikende, og høye verdier. Sommeren 1996 gjorde vi derfor en noe

større innsamling av vann- og sumplanter for å se hvor generelt det er med høyt Na-innhold innen disse plantegruppene.

I denne artikkelen presenterer vi disse analyse-dataene, og gir en oppsummering av tidligere publiserte og upubliserte analysedata fra fastmarkvegetasjon. Vi har funnet noe eldre litteratur som viser at det fra gammelt av har vært kjent at vannplanter gav saltrikt og ettertraktet fôr. Som en bakgrunn for å kunne forstå betydningen av vannplanter som fôr forklarer vi også litt om salt-husholdningen hos beitedyr.

Alle planteprøvene er samlet i august og september 1996. De marine prøvene er fra Drøbak. Prøvene av fukt og vannplanter er samlet i følgende kommuner på Østlandet: Hamar, Kongsvinger, Rollag, Stange, Sør-Odal, Tynset og Ås. Den ene prøven av hesterumpe *Hippuris vulgaris* er samlet på Grønland. Analyse av saltinnhold er gjort etter standard metode ved Laboratorium for analytisk kjemi, Norges landbrukshøgskole, Ås. Nomenklaturen for karplanter følger Lid & Lid (1994).

Analysedata

Generelt har arter som vokser på fastmark lave verdier for Na (tab. 1). Det er ingen klare forskjeller mellom ulike plantegrupper. Gjennomsnittsverdi for 342 prøver er 13,3 millimol Na/kg tørrstoff. Her er 4 sterkt avvikende resultater utelatt (se nederst tab. 1). Inkluderes disse blir gjennomsnittsverdien 16,7. Tab. 2 viser Na-verdier for vann- og sumpplanter, foruten for tre marine prøver. Disse siste viser naturlig nok aller høyest Na-innhold, men overraskende nok ikke svært mye høyere enn gytjeblererot *Utricularia intermedia*. Blant de få kryptogamene vi har undersøkt ligger de to kransalgeprøvene høyt, mens den ene mose- og grønnalgeprøven viser lave verdier

Det er stor variasjon i Na-innhold hos karplanter i ferskvann. Gjennomsnittsverdi for 90 prøver er 132,7 millimol Na/kg tørrstoff. Deles prøvene i vannplanter (44 st.; definert etter Rørslett 1991) og andre fuktmarksarter (46 st.) blir gjennomsnittsverdiene henholdsvis 193,3 og 74,6. Om vi ser på taksonomiske grupper, er det ingen klare forskjeller mellom karsporeplanter, énfrøbladete og tofrøbladete.

To amfibiske arter, vass-slirekne og krypsiv, har

noe forskjellige verdier i ulike habitat; krypsiv noe høyere som langskuddsplante i en stilleflytende bekk, enn som kortskuddsplante på leirstrand. Vass-slirekne har ca fem ganger så høy verdi som vannplante i forhold til som landplante.

Kildeskrifter

At ferskvannplanter selv i generelt saltfattige strøk kan være svært saltholdige er nok ganske ukjent for de fleste planteinteresserte. Det finnes likevel noen spredte opplysninger i litteraturen som viser at dette er kjent fra gammelt av.

Som folkelig navn for bukkeblad *Menyanthes trifoliata* har Ivar Aasen (1860) notert navnet «saltgras» fra Telemark. Høeg (1975) har tilsvarende «saltgras», «sallgras», «seltgras» og «saltblekkje». Vi har forøvrig smakt på fersk bukkeblad og det smaker ikke salt, så kanhende er det som tørt fôr at planten har saltsmak.

Under avsnittet «*Ranunculus peltatus* Schrank [storvassoleie] i Vorma og dens bruk som kreaturfôr» siterer Holmboe (1932) en visitasbok fra 1597: «Item berettet her Søffren [berettiget av sogneprest Søfren Iverssøn)] at det gress som staar paa baanden vdj Vormen vel. 4. faffne diup, er lige saa salt som det tang som er vid saltsjø. Saa at naar feet faar det at æde, da kunde de icke lade aff at æde det». Holmboe forhørte seg blant eldre folk og fikk slått fast at det var storvassoleie som var mest populær.

Rundt århundreskiftet opphørte innsamlingen av denne type fôr. Holmboe siterer også en del andre gamle kilder som viser at vannplanter har vært populære som fôr, men når det gjelder den påståtte saltsmak avviser han den ettertrykkelig (s. 155): «Når det heter seg at planten smaker salt må dette sikkert skyldes en eller annen misforståelse».

Om salthusholdningen hos beitedyr

Tabell 1 viser at beitedyr i stor grad spiser planter med et Na innhold på 5-20 mmol/kg tørrstoff. Dette er svært saltfattig kost når det tas i betraktning de mengdene Na som kroppen inneholder, og de mengdene som daglig skilles ut gjennom avføring. Beitedyrene har derfor effektive mekanismer for å absorbere og bevare Na i kroppen. Men det er ikke usannsynlig at de i tillegg, for å kompensere for saltmangel, selektivt oppsøker beiteplanter med uvanlig høyt Na-innhold. Med rein *Rangifer tarandus* som eks-

empel illustreres det nedenfor hvor «fysiologisk nyttig» det vil være for beitedyr å få noe tilskudd av saltholdige beiteplanter.

En rein som veier 50 kg har en kroppsmengde av Na som tilsvarer mer enn 3000 mmol (Staaland et al. 1984). Tilsvarende mengder kan daglig skilles ut via spytt til fordøyelsessystemet. Dette reabsorberes, så de mengder Na som kommer inn gjennom føret utgjør derfor en liten del i forhold til det Na som absorberes fra fordøyelsessystemet per døgn.

Fordøyelsessystemet hos en rein som veier 50 kg kan inneholde 1200-1400 mmol Na, og litt Na fra føret påvirker ikke denne mengden mye. Samtidig har reinen et obligatorisk tap av Na gjennom feces og urin. Reinen har effektive mekanismer for å redusere tapet av Na i urin og feces, men tapet gjennom feces er avhengig av mengde feces som igjen er avhengig av mengde fôr reinen spiser (Staaland et al. 1982). Det høye kaliuminnholdet i grønne planter påvirker også Na-balansen hos reinen.

Reinen kan holde seg i likevekt med Na med svært lave inntak, men når den spiser planter som inneholder 5 mmol Na vil gevinsten være liten og en stor prosent av inntaket vil tapes. Dersom den da ligger i underskudd, skal produsere melk, eller vokse, kan den ha store fordeler av å spise planter med høyt Na-innhold. Følgende regnestykker kan illustrere dette. Spiser en rein 1 kg tørrfôr som inneholder 5 mmol Na/kg bevarer den kanskje 2,5 mmol under gunstige forhold. Spiser den derimot 1 kg bukkeblad som inneholder 88 mmol/kg tørrstoff taper den kanskje også bare 2,5 mmol gjennom urin og feces og sitter igjen med 85,5 mmol. For å oppnå en slik gevinst måtte den kanskje spise 30-40 kg fôr med 5 mmol Na.

Hvor viktig saltholdig fôr er for saltbalansen kan også illustreres gjennom hvor stort fôrbehov det er for å bygge opp kroppsinholdet av Na i en reinkalv som veier 50 kg om høsten. Dersom den inneholder 3000 mmol Na tilsvarer det innholdet i

Tabell 1. Oppsummering av Na(trium)-innhold (millimol Na /kg tørrstoff) i andre plantegrupper enn vannplanter, (som definert hos Rørslett 1991), med tillegg av bukkeblad *Menyanthes trifoliata*. Fra hvert området og plantegruppe: Gjennomsnittsverdi, eventuelt med maksimumsverdi rett nedenfor. I parentes: antall prøver, eventuelt som andretall antall ulike arter som er undersøkt. Resultater fra «Jotunheimen» og «Finnmark» er upubliserte data fra 1996. Det er ialt 346 prøver.

Sodium (Na) content (millimol Na per kg dry weight) in plant groups except aquatic macrophytes (as defined by Rørslett 1991, with addition of Menyanthes trifoliata). For each region and plant group: Mean value with maximum value below. In brackets: sample number. Second figure: number of taxa sampled. The data from «Jotunheimen» and «Finnmark» are unpublished data from 1996. Total number of samples is 346.

	Moser Bryophyta	Karsporepl. Pteridophyta	Frøplanter Seed plants	Sopp Fungi	Lav Lichens
Svalbard, Adventdalen (fra Staaland 1984)	-	35 (1)	21 (1,16) 33	-	-
Svalbard, Adventdalen (fra Staaland et al. 1983)	23 (5)	47 (1)	22 (24)	-	12 (2)
Svalbard, Brøggerhalvøya (fra Staaland et al. 1983)	19 (6)	55 (1)	-	-	18 (4)
Hardangervidda, Veggli (fra Staaland et al. 1983)	23 (5)	-	9 (18)	-	4 (3)
Spredt i Norge (fra Staaland & Sæbø 1993)	13 (11,8) 17	26 (16,4) 40	13 (159,45) 47	10 (8,5) 20	11(24,8) 17
Jotunheimen	-	-	6 (17,14) 12	-	4 (2)
Finnmark, Porsanger	-	-	12 (6,6) 20	-	-
Finnmark, Finnmarksvidda	-	12 (1)	5 (13,6)	5 (1)	4 (3)

Sterkt avvikende resultat som er utelatt i oppstillingen ovenfor:

Skjærbuskurt *Cochlearia officinalis* coll.: 636 (1). Fra fuglefjell, Brøggerhalvøya (Staaland et al. 1983).

Bjønnekam *Blechnum spicant*: 225 (1). Fra Engerdal (Staaland & Sæbø (1993).

Gullris *Solidago virgaurea*: 215 (1). Fra Engerdal (Staaland & Sæbø 1993).

Fjellsyre *Oxyria digyna*: 155 (1). Fra fuglefjell, Brøggerhalvøya (Staaland et al. 1983).

Ferskvannplanter: Rike på natrium, og viktige for saltbalansen hos store beitedyr

Tabell 2. Na(trium)-innhold (millimol Na /kg tørrstoff) hos vann og sumpplanter. Tabellen er rangert etter gjennomsnittsverdi for hver art. Karplanter fra fuktmark er delt i to grupper: V - vannplanter, definert etter Rørslett (1991) og S - andre fuktmarksarter. Antall gjentak per art er satt i parentes. ¹ Inkluderer data fra Staaland & Sæbø (1993).

Sodium (Na) contents (millimol Na per kg dry weight) in aquatic and marsh macrophytes. The species are ranked according to average Na-content. Aquatic macrophytes, as defined by Rørslett (1991), are marked with «V». Marsh plants are marked with «S». Number of samples for each species are in brackets.

Art	Gruppe	Na-innhold
Marine arter		
Ålegras <i>Zostera marina</i>	-	1635 (1)
Sagtang <i>Fucus serratus</i>	-	1199 (1)
Grisetang <i>Ascophyllum nodosum</i>	-	1133 (1)
Kryptogamer i ferskvann		
Mattglattkrans <i>Nitella opaca</i>	-	244 (2)
Kjølelvemose <i>Fontinalis antipyretica</i>	-	18 (1)
«Trådformet grønnalge»	-	7 (1)
Karplanter fra fuktmark		
Gytjebærerrot <i>Utricularia intermedia</i>	V	790 (2)
Selsnepe <i>Cicuta cirosa</i>	S	668 (1)
Vanlig blærerot <i>Utricularia vulgaris</i>	V	666 (1)
Flotgras <i>Sparganium angustifolium</i>	V	318 (2)
Hesterumpe <i>Hippuris vulgaris</i>	V	230 (1)
Botnegras <i>Lobelia dortmanna</i>	V	229 (1)
Hjertetjønna <i>Potamogeton perfoliatus</i>	V	218 (3)
Sjøsvaks <i>Schoenoplectus lacustris</i>	S	201 (1)
Krypsiv (langskuddsform) <i>Juncus supinus</i>	V	192 (5)
Gul nøkkerose <i>Nuphar lutea</i> ¹	V	184 (9)
Stivt brasmegrass <i>Isoetes lacustris</i>	V	181 (1)
Kjempepiggnopp <i>Sparganium erectum</i>	S	178 (1)
Vanlig tjønna <i>Potamogeton natans</i>	V	153 (2)
Krypsiv (kortsuddsform) <i>Juncus supinus</i>	V	157 (1)
Vasspest <i>Elodea canadensis</i>	V	156 (1)
Stautpiggnopp <i>Sparganium emersum</i>	V	131 (1)
Grastjønna <i>Potamogeton gramineus</i>	V	127 (2)
Tusenblad <i>Myriophyllum alternifolium</i>	V	112 (1)
Smalt dunkjevle <i>Typha angustifolia</i>	S	96 (1)
Bredt dunkjevle <i>Typha latifolia</i> - blad	S	84 (3)
Dvergassoleie <i>Ranunculus confervoides</i>	V	70 (1)
Bukkeblad <i>Menyanthes trifoliata</i> ¹	S	66 (25)
Liten andemat <i>Lemna minor</i>	V	69 (1)
Pilblad <i>Sagittaria sagittifolia</i>	V	66 (1)
Hvit nøkkerose <i>Nymphaea alba</i> coll.	V	64 (1)
Mannasøtgras <i>Glyceria fluitans</i>	V	62 (2)
Storvassoleie <i>Ranunculus peltatus</i>	V	57 (1)
Butt-tjønna <i>Potamogeton obtusifolius</i>	V	56 (1)
Vass-slirekne (vannform) <i>Persicaria amphibia</i>	V	52 (1)
Vassgo <i>Alisma plantago-aquatica</i>	S	45 (2)
Elvesnelle <i>Equisetum fluviatile</i>	S	41 (3)
Skogsiv (kortsuddsform) <i>Juncus alpinus</i> coll.	S	40 (1)
Nikkebrønsl <i>Bidens cernua</i>	S	36 (1)
Sumpsivaks <i>Eleocharis palustris</i> coll.	S	30 (1)
Soleie-nøkkerose <i>Nuphar pumila</i>	V	23 (2)
Nordlandsstarr <i>Carex aquatilis</i>	S	16 (1)
Flaskestarr <i>Carex rostrata</i>	S	12 (3)
Kjempesøtgras <i>Glyceria maxima</i>	S	10 (1)
Vass-slirekne (landform) <i>Persicaria amphibia</i>	-	9 (2)
Gråstarr <i>Carex canescens</i>	S	8 (1)

600 kg för med 5 mmol. I tillegg må det kompenseres for det obligatoriske tapet i feces og urin, så kanskje trengs det derfor mere enn 1000 kg planter med slikt Na-fattig för for å bygge opp en reinkalv på 50 kg. Noen kg bukkeblad eller andre Na-rike planter kan her gi et veldig godt tilskudd. I lange perioder kan nok reinen leve med et underskudd på Na, og innholdet i kroppen kan reduseres kraftig, men før eller seinere må den ha muligheten til å komme i balanse igjen.

Diskusjon

Selv om antallet gjentak per art er lavt, mener vi tab. 1 og tab. 2 ganske klart viser at det er en sammenheng mellom det å vokse i vann og det å ha høyt Na-innhold. Vi har ikke målt friskvekt av planteprøvene. Det er opplagt betydelig forskjell i vanninnhold mellom land og vannplanter slik at saltinnholdet målt per kg friskvekt ville blitt mindre forskjellig enn for tørrvekt. Men for beitedyra er dette av mindre betydning da det er tørrstoffet de er ute etter. Er førets vanninnhold stort drikkes det desto mindre.

Ektremt høyt innhold av Na hos blærerot *Utricularia* sp. er kjent fra flere andre undersøkelser (Hutchinson 1975, Fraser et al. 1982). Hutchinson (1975) anslår en konsentrasjonsfaktor på omkring 500 i forhold til normale verdier i ferskvann. Det antydes at den ekstremt høye verdien kan komme av fordøyd zooplankton som disse kjøttetende artene fanger i undervannsblærene.

Det er vist at lavt oksygeninnhold i jordmediet minsker plantenes evne til å skille mellom opptak av Na^+ og K^+ (Thompson et al. 1989). Det er nærliggende å tenke seg dette som en forklaring på at vannplanter, enten de har røttene i vann eller i oksygenfattige jord på bunnen, får et høyt innhold av Na. Eksperimentelt er det vist at tomatplanter får mye høyere Na-innhold når de dyrkes med jord med dårlig drenering i forhold til godt drenert jord (West & Taylor 1980), men så vidt vi kjenner til gjenstår det å vise at dette også er tilfellet ute under naturlige forhold.

Det har forøvrig vært spekulert på om det generelt lave saltinnholdet hos landplanter kan være en tilpasning for å unngå å bli beitet av insekter (Arms et al. 1974). Denne dyregruppen kommer lett i ekstremt saltunderskudd, og da mange insekter også

er plante-eterer kan det jo spekuleres på om lavt saltinnhold hos landplanter er en tilpasning for å unngå beiting. Vannplanter vil ikke være utsatt for dette seleksjonspresset da det er svært få plante-spisende insekter i ferskvann. Men ut fra den fysiologiske forklaringen av fenomenet er vel dette overflødige spekulasjoner.

Fra svenske og kanadiske beiteundersøkelser er det godt dokumentert at elg i saltfattige områder har en forkjærlighet for å beite på vannplanter om forsommeren (Jordan 1987). At dette kan henge sammen med «salthunger» ble sannsynliggjort allerede tidlig i 1970-årene. Botkin et al. (1973) formulerte forholdet generelt slik: «The rather general high sodium contents of water plants may make them important occasional sources of sodium for any herbivorous animal that has access to these plants as food». Vi kjenner ikke til noen kvantitative studier fra Norge av elgens beitefrekvens på vannvegetasjon, men «badende» elg (se forsidebildet) har mange truffet på en tidlig morgen på forsommeren.

I et landskapsøkologisk perspektiv er det interessant at små kvantum vannplanter kan ha stor betydning for beitedyr. På deler av Østlandet ligger vannvegetasjon som små flekker og striper i et ellers ganske homogent skoglandskap. En liten pytt med vannliljer har derfor kanskje større økologisk betydning for beitedyr enn hva den umiddelbart gir inntrykk av. Det er også tenkelig at selektiv beiting kan være strukturerende for vann og sumpvegetasjonen, ved at mengdeforhold mellom artene kan påvirkes, eventuelt at forekomst eller fravær av arter kan tilskrives beiting.

Takk

til Knut Asbjørn Solhaug for interessante diskusjoner og tips om relevant plantefysiologisk litteratur og Anders Landgangen for bestemmelse av kranstalger. Torbjørn Alm har gitt verdifulle kommentarer til manuskriptet.

Litteratur

- Arms, K., Feeny, P. & Lederhouse, R.C. 1974. Sodium: stimulus for puddling behavior of tigror swallowtail butterflies, *Papilio glaucus*. *Science* 185: 372-374.
Botkin, D.B., Jordan, P.A., Dominski, A.S. Lowendorf, H.S. & Hutchinson, G. E. 1973. Sodium dynamics in

- a northern ecosystem. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 70: 2745-2748.
- Brownell, P.E. & Crossland, C.J. 1972. The requirement for sodium as a micronutrition by species having the C₄ dicarboxylic photosynthetic pathway. Plant Physiology 49: 794-797.
- Brownell, P.E. & Crossland, C.J. 1974. Growth responses to sodium by *Bryophyllum tubiflorum* under conditions including crassulacean acid metabolism. Plant Physiology 54: 416-417.
- Denton, D. 1982. The Hunger for Salt. An Anthropological, Physiological and Medical Analysis. Springer-Verlag, Berlin.
- Fraser, D., Thompson, B.K. & Arthur, D. 1982. Aquatic feeding by moose: seasonal variation in relation to plant chemical composition and use of mineral licks. Canadian Journal of Zoology 60: 3121-3126.
- Holmboe, J. 1932. Spredte bidrag til Norges flora. II. Nyt Magazin for Naturvidenskaberne 71: 147-184.
- Hutchinson, G.H. 1975. A Treatise on Limnology. Volume III. Limnological Botany. John Wiley & Sons, New York.
- Høeg, O.A. 1975. Planter og Tradisjon. Universitetsforlaget, Oslo.
- Jordan, P.A. 1987. Aquatic foraging and the sodium ecology of moose: A review. Swedish Wildlife Research Supplement 1: 119-137.
- Köhl, K.I. 1997. The effect of NaCl on growth, dry matter allocation and ion uptake in salt marsh and inland populations of *Armeria maritima*. New Phytologist 135: 213-225.
- Lid, J. & Lid, D.T. 1994. Norsk flora, 6. utgåve ved Reidar Elven. Det Norske Samlaget, Oslo.
- Marschner, H. 1995. Mineral Nutrition of Higher Plants. Academic Press, London.
- Nabor, M.W. 1985. Salinity and Agriculture: Problems and solutions. S. 110-111 i: F. B. Salisbury & C. W. Ross (red.). Plant Physiology. Third Edition. Wadsworth Publishing Company, Belmont.
- Rørslett, B. 1991. Principal determinants of aquatic macrophyte richness of northern European lakes. Aquatic.
- Staaland, H. 1984. On the quality of Svalbard reindeer pasture in the summer and autumn. Rangifer 4: 16-23.
- Staaland, H. 1992. The supply of sodium to large wild herbivores. I: Låg, J. (red.). Chemical climatology and geomedical problems. Det Norske Videnskapsakademi, Oslo.
- Staaland, H., Holleman, D.F., Luick, J.R. & White, R.G. 1982. Exchangeable sodium pool size and turnover in relation to diet in reindeer. Canadian Journal of Zoology 60: 603-610.
- Staaland, H., Jacobsen, E. & White, R.G. 1984. The effect of mineral supplements on nutrient concentrations and pool sizes in the alimentary tract of reindeer fed lichens or concentrates during winter. Canadian Journal of Zoology 62: 1232-1241.
- Staaland, H., Brattbakk, I., Ekern, K. & Kildemo, K. 1983. Chemical composition of reindeer forage plants in Svalbard and Norway. Holarctic Ecology 6: 109-122.
- Staaland, H. & Sæbø, S. 1993. Forage diversity and nutrient supply of reindeer. Rangifer 13: 169-177.
- Thompson, C.J., Atwell, B.J. & Greenway, H. 1989. Response of wheat seedlings to low O₂ concentration in nutrient solution. II. K⁺/Na⁺ selectivity of root tissue of different age. Journal of Experimental Botany 40: 993-999.
- Vose, P.B. 1983. Rationale of selection for specific nutritional characters in crop improvement with *Phaseolus vulgaris* L. as a case of study. Plant Soil 72: 351-364.
- West, D.W. & Taylor, J.A. 1980. The effect of temperature on salt uptake by tomato plants with diurnal and nocturnal waterlogging of salinized root zones. Plant Soil 56: 113-121.
- Aasen, I. 1860. Norske Plantenavne. Budstikken 2: 9-37.